植 物 分 类 与 资 源 学 报　2012, **34** (5): 421 ~ 429
Plant Diversity and Resources　　DOI: 10.3724/SP.J.1143.2012.12040

我国胡椒属植物区系地理研究*

郝朝运, 谭乐和, 范　睿, 鱼　欢, 杨建峰, 邬华松**
(1 中国热带农业科学院香料饮料研究所, 海南 万宁　571533; 2 农业部香辛饮料作物遗传资源利用重点实验室, 海南 万宁　571533; 3 海南省热带香辛饮料作物遗传改良与品质调控重点实验室, 海南 万宁　571533)

摘要: 胡椒属 (*Piper*) 为胡椒科 (Piperaceae) 重要的泛热带组成成分, 约有 1 000 ~ 2 000 个植物种类, 中国是其天然分布的北缘。本文对我国产胡椒属植物区系地理进行了分析, 揭示其区系特征、物种起源和散布途径等。结果表明: 云南是我国胡椒属植物的重要分布地, 并以此为中心向我国东部和北部扩散, 物种数量逐渐减少。各省胡椒属物种组成相似性较低, 大致可被聚为热带地区、亚热带地区和台湾地区 3 大分支。在区系成分上, 国产胡椒属植物中的中国特有比例最高, 其次是热带亚洲分布, 只有个别种为泛热带分布和东亚分布。我国胡椒属区系与中南半岛、印度半岛及爪哇群岛存在一定联系, 但并不紧密。分析认为, 云南是胡椒属植物的起源中心或分化中心之一, 而中国台湾岛种类主要由菲律宾群岛等传入并分化。本结果对于研究该属系统分类和起源演化将具有一定意义。

关键词: 胡椒属; 地理分布; 区系地理
中图分类号: Q 948　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 2095-0845(2012)05-421-09

Floristic Geography of *Piper* (Piperaceae) in China

HAO Chao-Yun, TAN Le-He, FAN Rui, YU Huan, YANG Jian-Feng, WU Hua-Song**
(1 *Spice and Beverage Research Institute*, *Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences*, Wanning 571533, Hainan; 2 *Ministry of Agriculture Key Laboratory of Genetic Resources Utilization of Spice and Beverage Crops*, Wanning 571533, Hainan; 3 *Hainan Provincial Key Laboratory of Genetic Improvement and Quality Regulatioin for Tropical Spice and Beverage Crops*, Wanning 571533, Hainan)

Abstract: *Piper* is the largest genus and important Pantropical components of the Piperaceae family with approximately 1 000-2 000 species in the world. China is in the northern verge of its natural distribution. In this study, floristic geography of the *Piper* genus in China was analyzed to reveal its botanical characteristic, origins of speciation and its dispersal channels. The study results showed Yunnan province is one of the very important distribution regions for *Piper* species, served as the center of the *Piper* species dispersal toward to the eastern and northern regions of China with gradually reduced species numbers. The similarity level appeared to be low for its species among different provinces, and the *Piper* distribution regions could be approximately clustered into three clades: tropical clade, subtropical clade and Taiwan clade. Cladistically, *Piper* species found in China have the highest proportions which were endemic to China, and then followed by *Piper* species distributed in Tropical Asia, only few species belonged to Pantropical and East Asia areal-types. The floristic geography of *Piper* genus in China is related to that of Indo-Chinese Peninsula, Java Islands and Indian Peninsula in some degrees, but not closely related. This study revealed Yunnan province is one of the central of origins for the *Piper* species, and or one of the central of regions for its species diversification, and the *Piper* species of Taiwan mainly came from Philippine islands and further diversified into Taiwan clade. Our study results presented a useful method for the systematic studying of *Piper* genus taxonomy and the evolution of *Piper* speciation.

---

* 基金项目: 农业部南亚热作专项 (11RZZY-08, 12RZZY-13)
** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: 13807622912@163.com
收稿日期: 2012-03-25, 2012-07-11 接受发表
作者简介: 郝朝运 (1979-) 男, 博士研究生, 助理研究员, 研究方向: 植物生态学与生物多样性。E-mail: haochy79@163.com

Key words: *Piper*; Geographic distribution; Floristic geography

胡椒属（*Piper* L.）为胡椒科（Piperaceae）重要的泛热带组成成分，约有1 000多种植物，具有重要的学术研究与保护价值。我国是世界胡椒属植物的重要分布区之一，共有胡椒属野生种63种（包括4个变种，下同）(Gilbert和Xia，1999；Gajurel等，2001)。胡椒属内极高的物种多样性为基部被子植物快速分化机理及有花植物进化研究提供了很好的例子（Sanderson和Donoghue，1994），同时，胡椒属内许多种类分布范围狭小、资源稀少、濒临灭绝，特有成分比例非常高（中国植物志编辑委员会，1982；Gilbert和Xia，1999；黄彩萍和黄安，2004)。但由于重视程度不足等原因，直到2004年才有少量种类被列入《中国植物红色名录》(汪松和解焱，2004)。

国产胡椒属植物含有许多香料作物和民族植物种类。胡椒（*P. nigrum*）为多年生木质藤本植物，素有"香料之王"的美誉，是世界上最重要的香辛作物之一，又具有药用价值和工业利用价值。在医学领域可被用作健胃剂、解热剂和支气管粘膜刺激剂等（Boff等，2006；Scott等，2008)；在食品工业上也可用作抗氧化剂、防腐剂和保鲜剂（徐燕和刘德清，2007)。据联合国粮食及农业组织统计，2008年我国胡椒年产量达到2.72×10^4吨，位居世界第五（The Food and Agriculture Organization of the United Nations，2009)。此外，蒌叶（*P. betle*)、荜茇（*P. longum*)、苎叶蒟（*P. boehmeriaefolium*)、石南藤（*P. wallichii*)、卡瓦胡椒（*P. methysticum*）和岩椒（*P. pubicatulum*）等许多野生近缘种也均是常用药材，具有广阔的开发利用前景。

目前，我国胡椒属植物的相关研究大多集中在种质资源、种质栽培、药用成分和系统分类等方面，有关区系特征、物种起源、散布途径等方面尚未开展研究。根据多年野外调查，结合相关文献和标本资料等，本文尝试对我国胡椒属植物的区系地理进行分析，以期揭示该类群的地理分布式样、区域分异特征以及与其他国家的联结关系等，探讨我国胡椒属植物的区系特征、地理格局成因、来源和散布途径等，从而为区域植物区系地理研究提供有价值的资料和线索。

1 研究方法

1.1 物种分布信息

通过野外调查、相关文献和标本资料等确定我国胡椒属植物的地理分布信息。目前，野外调查工作已覆盖海南、云南、广东、广西、贵州、湖南、台湾等省区，获得大量数据资料，同时收集胡椒属植物资源200余份，活体保存于本单位的国家胡椒种质资源圃。根据野外调查数据以及《Flora of China》、《海南植物志》、《广东植物志》、《云南植物志》等文献资料，结合中国数字植物标本馆（http://www.cvh.org.cn/)、中国物种信息系统（http://www.chinabiodiversity.com/)、华南植物园标本馆等获得胡椒属植物的分布信息。本文仅记录我国有野生分布的胡椒属植物。

1.2 物种组成相似性

各地区胡椒属植物组成相似性研究对于分析该类群的起源和演化路线具有意义。以分布地为横坐标，以物种是否存在（有、无分别记为"1"和"0"）为纵坐标，建立数据矩阵。利用Jaccard相似性系数计算各省物种相似性指数，利用非加权组平均法（Unweighted pair-group method with arithmetic means，UPGMA）建立系统发生树。计算过程在MVSP 32软件包中完成。

1.3 物种分区与区系成分

吴征镒先生（吴征镒，1979；吴征镒和王荷生，1983）将中国植物区系分成2个植物区、7个亚区和22个地区，后来又提升了东亚植物区和中亚植物区，参照该分区方法对我国胡椒属区系分布进行比较和分析。根据吴征镒（1991）的区系成分划分方法，以种为单位分析我国胡椒属植物的区系特征。

2 结果与分析

2.1 我国胡椒属植物的分布

胡椒属植物主要分布于亚洲、非洲和拉丁美洲热带雨林之下，多为藤本植物，攀爬于树干或岩石上，仅有少量物种为灌木或小乔木。我国是胡椒属植物天然分布的北缘，其分布在东起台湾、西到西藏、北至陕西、南达海南的广阔地理范围内，北缘线东起浙江宁波、经江西庐山、湖北通山、恩施和宜昌、陕西平利、西乡、宁强以及四川北部峨眉山，到达西藏墨脱、林芝等地区，大致与年平均温度17 ℃的等温线接近（图1和表1)。由于地理跨度大，气候环境差别明显，分布区横跨中热带至北亚热带5个气候区域

(张家诚和林之光，1985)。云南是胡椒属物种多样性最高的地区，数量高达 39 种，占全国分布数量 60% 以上；广西有 16 种，其次为海南、广东和西藏，物种数量介于 10 ~ 15 种之间，是胡椒属物种第二丰富区域；台湾、四川和贵州等省的胡椒属物种数量低于 10 种，其中甘肃和陕西分别仅有石南藤和竹叶胡椒（*P. bambusaefolium*）。

国产胡椒属植物地理分布比较狭窄，常分布

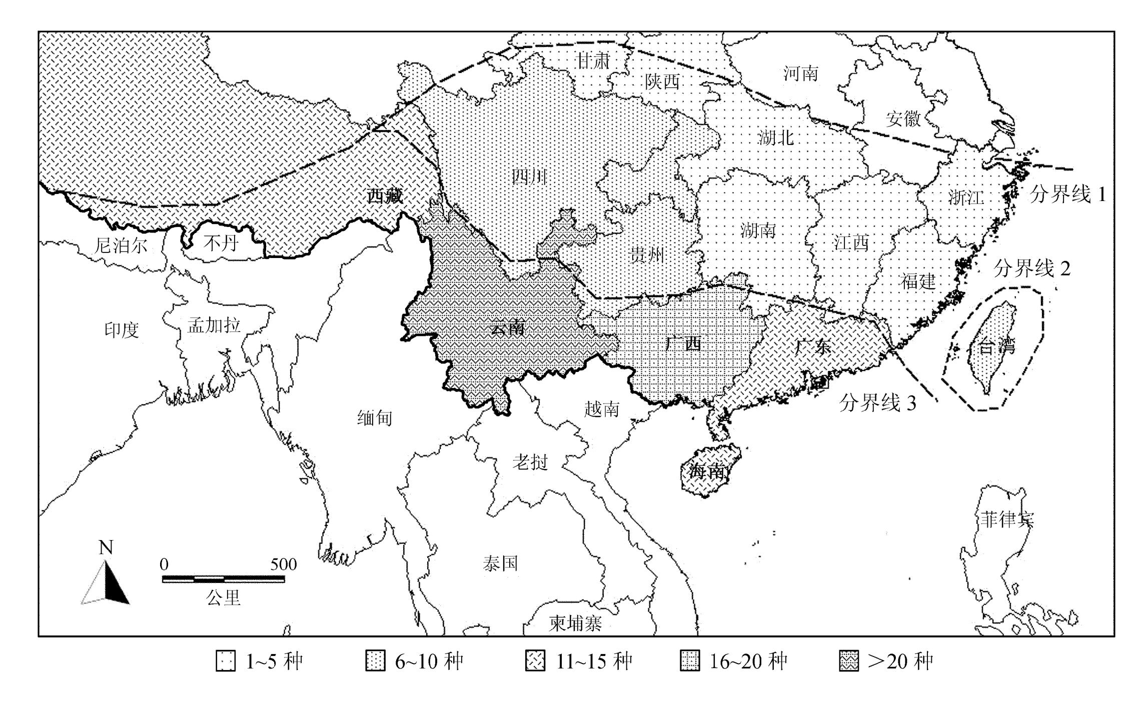


图 1　中国各省胡椒属植物分布

Fig. 1　The distribution of *Piper* in China

表 1　中国胡椒属植物分布及分布型

Table 1　The distribution and areal-types of *Piper* in China

物种 Taxon	分布区域 Distribution	分布类型 Areal-type
荜拨 *Piper longum*	云南南部；尼泊尔、印度、斯里兰卡、越南、马来西亚	7-1
变叶胡椒 *P. mutabile*	广东、广西、云南；越南北部	7-4
柄果胡椒 *P. mischocarpum*	云南南部	15-8
长柄胡椒 *P. sylvaticum*	云南南部；印度、孟加拉、缅甸	7-2
长穗胡椒 *P. dolichostachyum*	云南	15-8
沉果胡椒 *P. infossum*	西藏	15-9
粗梗胡椒 *P. macropodum*	云南	15-8
粗穗胡椒 *P. tsangyuanense*	云南	15-8
大胡椒 *P. umbellatum*	中国台湾；柬埔寨、印度、印度尼西亚、马来西亚、菲律宾、斯里兰卡、泰国、越南、非洲、美洲	2-2
大苗山胡椒 *P. damiaoshanense*	广西北部	15-4
大叶复毛胡椒 *P. bonii* var. *macrophyllum*	海南、云南东南	15-6
大叶蒟 *P. laetispicum*	广东、海南	15-1
滇西胡椒 *P. suipigua*	云南；不丹、尼泊尔、印度	7-2
短柄胡椒 *P. stipitiforme*	云南西南	15-8
短蒟 *P. mullesua*	海南、云南南部至西北、四川南部、西藏墨脱；印度、尼泊尔、不丹	7-2
多脉胡椒 *P. submultinerve*	云南南部至东南	15-8
风藤 *P. kadsura*	中国台湾、福建、浙江；日本、朝鲜	14-2

续表1 Continued table 1

物种 Taxon	分布区域 Distribution	分布类型 Areal-type
复毛胡椒 *P. bonii*	广西西部、云南东南；越南北部	7-4
光茎胡椒 *P. glabricaule*	云南	15-8
海南蒟 *P. hainanense*	广东、海南、广西南部	15-1
河池胡椒 *P. hochiense*	广西北部	15-4
恒春胡椒 *P. kawakamii*	中国台湾	15-5
红果胡椒 *P. rubrum*	云南；越南北部	7-4
华南胡椒 *P. austrosinense*	广西、广东、海南	15-1
华山蒟 *P. sinense*	四川、贵州东南、广西、广东南部	15-6
黄花胡椒 *P. flaviflorum*	云南	15-8
假蒟 *P. sarmentosum*	福建、广东、广西、云南、贵州、西藏、海南；印度、越南、马来西亚、菲律宾、印尼、巴布亚新几内亚	7-1
角果胡椒 *P. pedicellatum*	云南；印度、孟加拉、越南、不丹、锡金	7-1
景洪胡椒 *P. wangii*	云南	15-8
蒟子 *P. yunnanense*	云南南部至西北	15-8
兰屿胡椒 *P. arborescens*	中国台湾；菲律宾、马来西亚	7-1
陵水胡椒 *P. lingshuiense*	海南南部	15-6
绿岛胡椒 *P. kwashoense*	中国台湾	15-5
卵叶胡椒 *P. attenuatum*	云南西部；印度、不丹	7-2
裸果胡椒 *P. nudibaccatum*	云南	15-8
落叶沉果胡椒 *P. infossum* var. *nudum*	西藏	15-9
毛蒟 *P. puberulum*	广西、广东、海南	15-1
毛叶胡椒 *P. puberulilimbum*	云南南部	15-8
勐海胡椒 *P. chaudocanum*	云南南部；老挝、越南	7-4
屏边胡椒 *P. pingbienense*	云南东南部	15-8
嵌果胡椒 *P. infossibaccatum*	海南	15-3
球穗胡椒 *P. thomsonii*	云南；印度	7-2
肉轴胡椒 *P. ponesheense*	云南；缅甸	7-3
瑞丽胡椒 *P. tsengianum*	云南	15-8
三色胡椒 *P. tricolor*	云南	15-8
山蒟 *P. hancei*	海南、浙江、福建、江西、湖南、广东、广西、贵州、云南	15-6
石南藤 *P. wallichii*	江西、湖北、湖南、广西、贵州、云南、四川、甘肃、广东；尼泊尔、印度、孟加拉、印尼	7-1
疏果胡椒 *P. interruptum*	中国台湾；菲律宾	7-1
台湾胡椒 *P. taiwanense*	中国台湾	15-5
椭圆叶胡椒 *P. yui*	云南	15-8
西藏胡椒 *P. arunachalensis*	西藏	15-9
狭叶多脉胡椒 *P. submultinerve* var. *nandanicum*	广西西部至西北	15-4
线梗胡椒 *P. pleiocarpum*	云南	15-8
小叶爬崖香 *P. arboricola*	中国台湾	15-5
小叶球穗胡椒 *P. thomsonii* var. *microphyllum*	云南	15-8
斜叶蒟 *P. senporeiense*	海南	15-3
盈江胡椒 *P. yinkiangense*	云南	15-8
缘毛胡椒 *P. semiimmersum*	广西西部、贵州西南、云南南部；越南北部	7-4
樟叶胡椒 *P. polysyphorum*	贵州西南、云南南部、广西；老挝	7-4
中华胡椒 *P. chinense*	广东	15-2
皱果胡椒 *P. rhytidocarpum*	西藏；孟加拉、印度东北	7-2
竹叶胡椒 *P. bambusaefolium*	江西、湖北、四川、贵州、陕西、浙江	15-10
苎叶蒟 *P. boehmeriaefolium*	云南、广东、广西、贵州；印度、不丹、缅甸、越南、马来西亚、泰国、越南、锡金	7-1

于中国南部和西南少数省，仅云南、广西、广东、海南、西藏和台湾特有种数量就高达 32 种。国产胡椒属植物在 0 ~ 3 000 m 之间均有分布，集中分布于 500 ~ 1 500 m，产于云南临沧、思茅等地山区的线梗胡椒（*P. pleiocarpum*）分布海拔最高，在 2 100 ~ 2 700 m 之间。大部分胡椒属植物海拔跨度较小，如河池胡椒（*P. hochiense*）、中华胡椒（*P. chinense*）、柄果胡椒（*P. mischocarpum*）等。仅有少数种类海拔跨度大于 800 m，这些物种的分布范围一般较广，如假蒟（*P. sarmentosum*）在福建、广东、广西、云南、贵州、西藏、海南等省均有分布，还扩散到印度、越南、马来西亚、菲律宾、印尼和巴布亚新几内亚等东南亚国家。总体而言，大多数国产胡椒属物种的分布范围狭窄、海拔跨度小，具有明显的地域性和特有性，具体原因有待进一步分析。

按照吴征镒先生的植物区系划分法，国产胡椒属植物在东亚植物区和古热带植物区的 3 个亚区和 10 个地区均有分布。经统计（表 2）可见，我国胡椒属集中分布在东亚植物区，即中国-日本亚区的华南地区以及中国-喜马拉雅亚区的云南高原地区，分别占总种数的 23.81% 和 44.44%，两者合计高达 68.25%，其中云南高原地区地处康、滇古陆，可能是中国-喜马拉雅植物区系的发源地，由于地形复杂、气候多样、垂直变化大、上升速度快，许多新生类型不断出现且演化过程中的中间类型得以保存，胡椒属物种多样性极为丰富；其次是中国-喜马拉雅亚区的东喜马拉雅地区和马来西亚亚区的南台湾山区与北部湾地区，分别占中国总数的 6.35%、7.94% 和 6.35%，而其他区仅有极少数种类分布。

2.2　我国各省胡椒属物种组成相似性

通过对我国各省胡椒属物种组成相似性比较（表 3）发现，胡椒属在我国呈明显的地域性，各省特有种比例高，物种组成相似性系数均较低。由于浙江、福建、江西、湖北、湖南、甘肃和陕西物种数量过少（均低于 5 种），相似性指数高低难以正确反映物种组成相似性，不作分析。最高的相似性系数出现在广西和广东（0.53），其次为四川和贵州（0.50）、广西和贵州（0.44）、广东和贵州（0.40）、广东和海南（0.37）以及广西和海南（0.35），说明广西、广东、贵州和海南 4 省联系紧密，这可能由于地理距离较近，环境、气候和地形条件类似，共有种数较多。台湾与浙江、福建、广东和广西 4 省的相似性系数最高仅为 0.10，而与其他省不存在任何相关性，表现出极强的独特性。

由物种组成相似性树系图（图 2）可见，15 个省大致可以被归为 3 大分支。分支 A：台湾单独成为一支，与其他省差异明显，这主要是因为台湾岛为大陆性孤岛，形成时间较短，加之纬度较高，胡椒属区系与大陆几乎没有联系。分支 B：由陕西、甘肃、四川、贵州、湖南、湖北、江西、福建和浙江组成，基本位于我国亚热带，胡椒属物种数量较少，适应低温环境的少数共有物种即造成较强相似性。分支 C：由云南、西藏、广西、广东和海南组成，基本位于我国热带，与分支 B 的界线和我国热带—亚热带气候分界线基本一致，是我国胡椒属物种多样性最高的区域。在该分支中，同为岛屿的海南岛区系并未表现出应有的独特性，这主要是由于海南及广东沿海岛屿的植物区系自古以来就属于华夏植物区系，

表 2　中国各地区胡椒属植物种数

Table 2　Number of *Piper* species in China

分布 Distribution			种数 Species（特有种数）	占有比例 Percentage/%
东亚植物区	中国-日本亚区	IIID10. 华中地区	1（1）	1.59（1.59）
		IIID11. 华南地区	15（9）	23.81（14.29）
		IIID12. 滇黔桂石灰岩山区	2（1）	3.17（1.59）
	中国-喜马拉雅亚区	IIID13. 云南高原地区	28（19）	44.44（30.16）
		IIID15. 东喜马拉雅地区	4（1）	6.35（1.59）
古热带植物区	马来西亚亚区	IVG19. 北台湾地区	2（1）	3.17（1.59）
		IVG20. 南台湾山区	5（3）	7.94（4.76）
		IVG21. 南海地区	2（2）	3.17（3.17）
		IVG22. 北部湾地区	4（3）	6.35（4.76）

表3　中国各省胡椒属物种组成相似性系数

Table 3　The similar coefficient of *Piper* species distributed in the provinces of China

	海南	广东	浙江	福建	云南	广西	贵州	台湾	西藏	江西	湖北	四川	湖南	甘肃	陕西
广东	0.37	1.00													
浙江	0.06	0.15	1.00												
福建	0.13	0.33	0.40	1.00											
云南	0.18	0.13	0.02	0.08	1.00										
广西	0.35	0.53	0.11	0.24	0.22	1.00									
贵州	0.21	0.40	0.20	0.30	0.17	0.44	1.00								
台湾	0.00	0.05	0.10	0.09	0.00	0.04	0.00	1.00							
西藏	0.25	0.15	0.08	0.15	0.16	0.22	0.25	0.00	1.00						
江西	0.13	0.23	0.40	0.33	0.05	0.17	0.30	0.00	0.07	1.00					
湖北	0.06	0.15	0.50	0.40	0.05	0.11	0.33	0.00	0.08	0.75	1.00				
四川	0.18	0.29	0.29	0.25	0.10	0.21	0.50	0.00	0.21	0.43	0.50	1.00			
湖南	0.07	0.17	0.25	0.50	0.05	0.12	0.22	0.00	0.08	0.50	0.67	0.33	1.00		
甘肃	0.00	0.08	0.00	0.25	0.03	0.06	0.11	0.00	0.00	0.25	0.33	0.17	0.50	1.00	
陕西	0.00	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.25	0.33	0.17	0.00	0.00	1.00

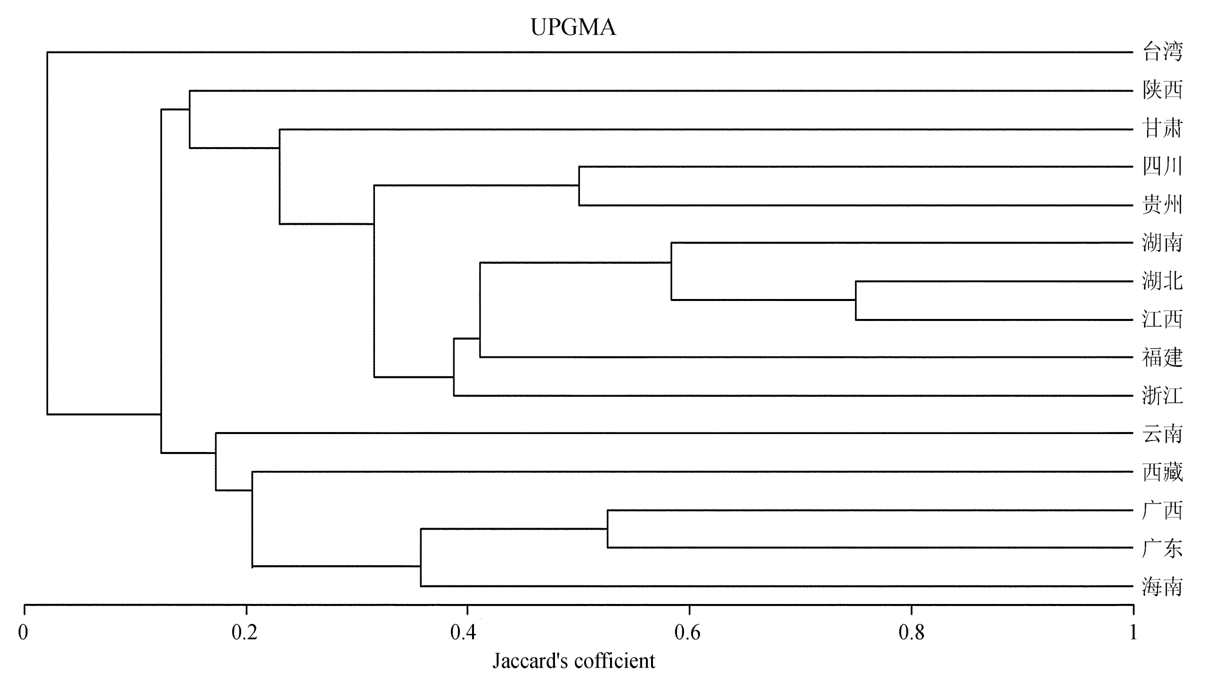


图2　中国各省胡椒属物种组成相似性树系图

Fig. 2　The similar dendrogram of *Piper* species distributed in the provinces of China

自白垩纪燕山运动最后一幕出现直到第四纪琼州海峡下陷及海水上升，海南岛及广东沿海岛屿才与大陆分离，此后一直到全新世，海南岛通过海退和大陆又有数次相连，期间植物完全可以利用陆地进行交流（吴德邻等，1996），因此海南胡椒属区系与华南其他省有较强联系不难理解。

2.3　我国胡椒属区系成分及与周边国家的关系

参照吴征镒先生的中国种子植物的分布区类型系统，国产63种可被分为4个类型、15个变型（表1，4）。

泛热带分布仅有大胡椒（*P. umbellatum*）1种，该种主产于台湾中部和南部，广泛分布于东南亚、

表 4　中国胡椒属植物区系统计

Table 4　The statistics for the flora of *Piper* in China

分布型 Areal-type	种数 Species	占有比例 Percentage/%
2 泛热带分布	1	1.59
2-2 热带亚洲-热带非洲-热带美洲（南美洲）	1	1.59
7 热带亚洲（印度-马来西亚）分布	20	31.75
7-1 爪哇（或苏门达腊）、喜马拉雅间断或星散分布到华南、西南	7	11.11
7-2 热带印度至华南（尤其云南南部）分布	6	9.52
7-3 缅甸、泰国至华西南分布	1	1.59
7-4 越南（或中南半岛）至华南（或西南）分布	6	9.52
14 东亚分布	1	1.59
14-2 中国-日本	1	1.59
15 中国特有分布	41	65.08
15-1 华南分布	4	6.35
15-2 广东特有	1	1.59
15-3 海南特有	2	3.17
15-4 广西特有	3	4.76
15-5 台湾特有	4	6.35
15-6 华南至西南分布	4	6.35
15-8 云南特有	19	30.16
15-9 西藏特有	3	4.76
15-10 中西部分布	1	1.59

非洲、北美洲及南美洲，这是国产胡椒属植物中分布范围可以扩展到亚洲之外的唯一物种，在地域性和特有性极强的胡椒属中显得较为例外。东亚分布型也仅风藤（*P. kadsura*）1 种，主产于我国广东、广西、福建、浙江和台湾，向北扩散至日本和朝鲜南部，作为泛热带分布的一个代表属，其成分扩散至北温带地区令人关注。胡椒是世界上最重要的香辛作物之一，目前仅能种植于年平均气温高于 21 ℃以上的无霜区，抗寒野生种可为抗寒品种选育提供性状来源和启示。热带亚洲分布是我国胡椒属第二大地理成分，共 20 种，占总种数的 31.75%，其中越南（或中南半岛）至华南（或西南）分布、热带印度至华南分布以及爪哇（或苏门答腊）、喜马拉雅间断或星散分布到华南、西南三个分布亚型的物种数量分别仅为 6、6 和 7 种，表现出与中南半岛、爪哇及印度半岛等南亚国家联系并不紧密。中国特有分布是最重要的地理成分，共 41 种，占总种数的 65.08%，其中以云南特有种最多，约占特有种数 50%，华南分布、华南至西南分布、台湾特有、海南特有等分布型数量较少，最高仅为 4 种。云南适宜的气候条件和多变的地形环境，非常适宜胡椒属植物的生存和演化，因此物种资源丰富、特有种比例高。

3　讨论与结论

胡椒科花粉化石最早来自第三纪创新世（Muller，1970）。现代地理分布、形态特征和分子生物学资料均证实胡椒科起源于被子植物史的早期阶段，即冈瓦纳古陆分离前，甚至在新生代之前。胡椒属起源古老，属内 1 000 余个种类使其成为基部被子植物（Basal angiosperms）最大的属之一（Soltis 等，1999；Frodin，2004），为基部被子植物分化速率加快的机理研究提供了一个很好的例子（Sanderson 和 Donoghue，1994）。Gentry（1989）通过对新热带区胡椒属植物的区系地理研究发现，其物种分化事件主要发生在 200 万年前甚至更近。胡椒属兼具起源古老和分化快速的特点，这对其现代物种组成、形态特点和地理分布等产生了影响。我国胡椒属植物数量的 68.25% 分布于云南高原以及华南地区，物种分布相对较为集中。从区系地理成分而言，中国特有分布是国产胡椒属最重要的地理成分，特有性极强，与中南半岛、爪哇及印度半岛等南亚国

家的联系程度并不紧密。

我国幅员广阔，气候带横跨热带、亚热带、温度和寒带，与印度、尼泊尔、孟加拉、缅甸、老挝、越南、不丹共 7 个南亚国家接壤，与菲律宾、马来西亚、文莱和印度尼西亚 4 个国家隔海相望。在此背景下，中国与亚洲其他国家胡椒属共有种仅 19 种，其中印度作为亚洲胡椒属植物最丰富的国家，物种数量超过 100 种，并与我国存在绵长的边界线，但共有种数也仅 12 种。表明我国胡椒属植物与其他国家的联系并不紧密，呈现较强的特有性。云南胡椒属物种和特有种数量分别高达 39 种和 19 种，是我国最为丰富的地区。分析认为，云南地形极为复杂，山地面积占 80% 以上，兼具低纬气候、季风气候和高原气候特点，生态位极其丰富，非常适合胡椒属物种的生存演化，符合 Pianka 提出的假说：一个地区物种多样性受限于该地区能提供的生态位数量（Pianka，1994）。以云南为中心，我国胡椒属植物向北扩散至甘肃和陕西一带，随着地理距离增加和温度降低物种数量急剧下降，向东和东南扩散至广东、福建和海南一带。鉴于云南胡椒属植物如此高水平的物种多样性、特有性和独立性，作者推测该地即使不是胡椒属物种的起源中心之一，也是重要的分化中心之一。台湾有胡椒属植物 8 种，其中 4 种为台湾特有种，3 种同时分布于菲律宾、马来西亚等南亚群岛国家，仅有风藤 1 种与我国其他省共有。通过以上分析，对我国胡椒属植物的演化传播路线进行初步推断：1）云南是胡椒属植物的起源中心或分化中心之一，以此为中心向中国西部、东部和北部扩散；2）台湾岛胡椒属植物主要由菲律宾群岛等传入，并在此分化。该结论还需要来自分子系统学等方面证据的进一步支持。

区系成分分析可验证系统分类的合理性。大胡椒是我国胡椒属植物中唯一的泛热带分布成分，分布于亚洲、非洲和美洲的部分热区国家，在地域性和特有性极强的胡椒属中显得非常独特。大胡椒以穗状花序多数、通常 2 ~7 复作伞形花序式排列的特点与胡椒属其他物种差异明显，被 Willdenow 等植物学家列入大胡椒属（*Pothomorphe*），而主张大种概念的林奈则将其归入胡椒属，这一观点目前被我国学者所接受。不论做何种处理，大胡椒与胡椒属其他物种存在较大差异，这在其地理分布方面表现极为明显。过细的分类标准往往会人为夸大特有种类数量，作者认为胡椒属的种系处理可能还偏小，将部分种内形态变异作为种间特征处理，甚至还可能将部分环境变化带来的形态变异当做种的特征处理，这有待今后进一步研究加以澄清。目前，Gilbert 和 Xia（1999）进行了有益尝试，对其中的一些种类进行重新归类。例如：光茎胡椒果实虽然与苎叶蒟有一定差异，但这种差异呈现连续性，其地理分布也处于苎叶蒟范围，因此将光茎胡椒作为苎叶蒟变种，拉丁名由 *P. glabricaule* 改为 *P. boehmeriaefolium* var. *glabricaule*；球穗胡椒（*P. thomsonii*）以叶片有暗红色腺点、叶背有粉白色被毛、短果序为特征，而腺脉蒟（*P. bavinum*）通常有更短的果序和缺少粉白色被毛而与球穗胡椒有别，原有分类将两者作为不同种，后来发现这些差异呈连续性，因此将两者合并为一个类群。

我国绝大部分胡椒属植物呈狭域分布，特有性强，这种现象在以往研究中也有所揭示。Marquis（2004）研究了新热带区胡椒属的生物地理学，发现绝大部分物种分布范围非常狭窄，在所调查的 296 个胡椒属植物中有 170 种（57%）仅出现在一个位点。胡椒属植物为何呈现如此高水平的狭域性和特有性？根据 Gentry（1989）的结论，可能由于胡椒属物种分化时间过于短暂，还未留有足够时间进行物种扩散和进一步形态分化，导致属内种间形态变异水平偏低，许多种类外形特征极为相似，如变叶胡椒（*P. mutabile*）和山蒟（*P. hancei*）、*P. wichmannii* 和卡瓦胡椒、*P. hispidinervum* 和 *P. aduncum* 等（Lebot 和 Levesque，1989；黄安和陈美谷，2002）。很多特有物种可能还未获得足够的演化和扩散时间，仅分布于狭窄区域，同时植物生物学特性也进一步阻碍了其物种扩散。胡椒属植物一般具有性繁殖和无性营养繁殖两种更新方式。热带雨林下多雨的潮湿环境特点，易造成借助风媒传粉植物授粉率低、落花落果严重；胡椒属植物的种子普遍很小，胚乳不丰富，种子实生幼苗的竞争能力较差；大部分胡椒属植物种子不具有随风散播、利用动物被动传播或者吸引动物主动传播的构造，

种子散布范围有限（Fleming, 2004）。胡椒属主要依靠营养繁殖来维持其物种繁衍，高效的无性繁殖能够有效维持种群更新，但也降低了种群遗传多样性和扩散能力。

〔参 考 文 献〕

汪松, 解焱, 2004. 中国物种红色名录［M］. 北京：高等教育出版社

吴征镒, 王荷生, 1983. 中国自然地理, 植物地理：上［M］. 北京：科学出版社

张家诚, 林之光, 1985. 中国气候［M］. 上海：上海科学技术出版社, 469—484

中国植物志编辑委员会, 1982. 中国植物志, 第 20 卷第 1 分册［M］. 北京：科学出版社, 14—70

Boff MIC, Sartoari DV, Bogo A, 2006. Effect of extracts of *Piper nigrum* L. on the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus* (Say)［J］. *Revista Brasileira de Armazenamentho*, **31** (1): 17—22

Fleming TH, 2004. Dispersal ecology of neotropical *Piper* shrubs and treelets［A］. In: Dyer LA, Palmer AN (eds.), *Piper: A Model Genus for Studies of Chemistry, Ecology, and Evolution*［M］. Boston: Kluwer Academic, 58—77

Frodin DG, 2004. History and concepts of big plant genera［J］. *Taxon*, **53** (3): 753—776

Gajurel PR, Rethy P, Kumar Y, 2001. A new species of *Piper* (Piperaceae) from Arunachal Pradesh (中国藏南), north-eastern India［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **137** (4): 417—419

Gentry AH, 1989. Speciation in tropical forests［A］. In: Holm-Nielsen LB, Nielsen IC, Balslev H (eds.), *Tropical Forests, Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*［M］. London: Academic Press, 113—134

Gilbert M, Xia NH, 1999. Notes on the Piperaceae of China［J］. *Novon*, **9** (2): 190—198

Huang A (黄安), Chen MG (陈美谷), 2002. Study on the biological character of the *Piper* Linn. in Dinghu Mountain Nature Sanctuary［J］. *Journal of Changsha University of Electric Power* (Natural Science) (长沙电力学院学报 (自然科学版)), **17** (1): 95—96

Huang CP (黄彩萍), Huang A (黄安), 2004. The leaf venation structure of *Piper* Linn. and its taxonomic implication in south China［J］. *Guangdong Forestry Science and Technology* (广东林业科技), **20** (2): 16—19

Lebot V, Levesque J, 1989. The origin and distribution of Kava (*Piper methysticum* Forst. f. and *Piper wichmannii* C. DC., Piperaceae): A phytochemical approach［J］. *Allertonia*, **5**: 223—280

Marquis RJ, 2004. Biogeography of neotropical *Piper*［A］. In: Dyer LA, Palmer AN (eds.), *Piper: A Model Genus for Studies of Chemistry, Ecology, and Evolution*［M］. Boston: Kluwer Academic, 78—96

Muller J, 1970. Palynological evidence on early differentiation of angiosperms［J］. *Biological Reviews*, **45** (3): 417—450

Pianka ER, 1994. *Evolutionary Ecology*［M］. New York: Harper Collins

Sanderson MJ, Donoghue MJ, 1994. Shifts in diversification rate with the origin of angiosperms［J］. *Science*, **264** (5165): 1590—1593

Scott IM, Jensen HR, Philogene BJR *et al*., 2008. A review of *Piper* spp. (Piperaceae) phytochemistry, insecticidal activity and mode of action［J］. *Phytochem Rev*, **7** (1): 65—75

Soltis PA, Soltis DE, Chase MW, 1999. Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology［J］. *Nature*, **402** (6760): 402—404

The Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2009. http://faostat.fao.org/site/567/default.aspx#a ncor[OL]

Wu CY (吴征镒), 1979. The regionalization of Chinese flora［J］ *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **1** (1): 1—22

Wu CY (吴征镒), 1991. The areal-types of Chinese genera of seed plants［J］. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **Suppl**, Ⅳ: 1—139

Wu DL (吴德邻), Xing FW (刑福武), Ye HG (叶华谷) *et al*., 1996. Study on the spermatophytic flora of South China sea islands［J］. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), **4** (1): 1—22

Xu Y (徐燕), Liu DQ (刘德清), 2007. Study on the method of extracting natural preservative in pepper and its bacteriostasis［J］. *China Condiment* (中国调味品), (7): 57—60